

風媒性被子植物の花粉粒径と散布様式

田中 肇

170-東京都豊島区

Size and Dispersal of Pollen Grains in Anemophilous Angiosperms

Hajime TANAKA

Toshima-ku, Tokyo, 170- JAPAN

(Received on January 13, 1998)

Pollen grain size of 200 anemophilous angiosperms was analyzed to clarify its ecological significance in pollination syndromes. They are summarized as three types: explosive type, strong-wind type and long-filament type. Flowers with the explosive type correspond to the group of the smallest pollen size. They grow in moderately windy environment like gaps in woods. Their pollen grains can float much longer in the air after discharge from anthers to reach to stigmas. Flowers with the strong-wind type are equivalent to the group of medium pollen size. They, including many woody and weedy species occurring in wastelands, are able to make better use of stronger wind than the explosive type flowers for pollen dispersal. Flowers with the long-filament type correspond to the group of the largest pollen size. Many of them, belonging to Gramineae and Cyperaceae, make simple communities, and pollen grains can reach stigmas after short flight.

Key words: Anemophily, pollen grain size, pollination, wind environment

花粉粒の大きさの生態的意義について Whitehead (1969) や Proctor and Yeo (1973) は、花粉の浮遊性と受粉の両面から制約され現在の大きさにおさまっているのだらうと述べている。また、田中 (1975, 1995) は風媒性被子植物の花粉を双子葉植物と単子葉植物に区分して比較し、また双子葉植物を弾発型の花をつける植物とそれ以外の植物とに区分して比較し、ともに前者の花粉粒径が後者より小さいことを明らかにして考察を加え予報的に報告している。しかし弾発型以外は受粉様式によらずに区分するなど、これらの報告は花粉粒径の受粉生態的意義を説明したとは言えない。そこで本研究では風媒性被子植物の花粉粒径を花粉散布様式と関連づけて解析し

た。その結果、散布様式の異なる3集団の存在を確認したので、それらの生態的意義の考察とともに報告する。

材料と方法

花粉粒のサイズは、幾瀬 (1956) から野生の風媒性被子植物の数値を抜き出し使用した (Table 1)。その際、花粉の長径をもってサイズを代表させ、長径に大小の変異がある花粉では最大値と最小値の平均をその長径とした。なお、ガマとスズメノヤリでは4個の花粉がホルムイソウでは2個の花粉が密着した集粒として飛散するため、散布単位である集粒の長径をその種の花粉の長径とした。

標本の抽出にあたっては、以下の風媒花特

Table 1. Longitudinal diameters of anemophilous angiosperm pollen grains (after Ikuse 1956)

Explosive type

Plant name	Japanese name	Diameter (μm)	Plant name	Japanese name	Diameter (μm)
植物名	和名	粒径	植物名	和名	粒径
Ulmaceae ニレ科			<i>Debregeasia edulis</i>	ヤナギイチゴ	16.0
<i>Celtis sinensis</i> var. <i>japonica</i>	エノキ	25.7	<i>Nanocnide japonica</i>	カテンソウ	11.0
Moraceae クワ科			<i>Laportea macrostachya</i>	ミヤマイラクサ	13.0
<i>Fatoua villosa</i>	クワクサ	11.5	<i>L. bulbifera</i>	ムカゴイラクサ	14.5
<i>Morus bombycis</i>	ヤマグワ	20.0	<i>Urtica thunbergiana</i>	イラクサ	16.5
<i>Broussonetia papyrifera</i>	カジノキ	13.7	<i>U. platyphylla</i>	エゾイラクサ	17.0
<i>B. kazinoki</i>	ヒメコウゾ	15.2	<i>U. angustifolia</i>	ホソバイラクサ	19.5
<i>B. kazinoki</i> × <i>B. papyrifera</i>	コウゾ	14.2	<i>Boehmeria niponoivea</i>	カラムシ	12.7
Urticaceae イラクサ科			<i>B. spicata</i>	コアカソ	12.5
<i>Elatostema umbellatum</i>	ヒメウワバミソウ	12.0	<i>B. teicuspis</i>	アカソ	14.5
<i>E. umbellatum</i> var. <i>majus</i>	ウワバミソウ	12.2	<i>B. teicuspis</i> var. <i>unicuspis</i>	クサコアカソ	14.5
<i>E. laetevirens</i>	ヤマトキホコリ	12.7	<i>Gonostegia hirta</i>	ツルマオ	16.7
<i>Pilea mongolica</i>	アオミズ	16.7	Euphorbiaceae トウダイグサ科		
<i>Villebrunea frutescens</i>	イワガネ	16.2	<i>Acalypha australis</i>	エノキグサ	12.2
<i>V. pedunculata</i>	ハドノキ	20.7			

Strong-wind type

Plant name	Japanese name	Diameter (μm)	Plant name	Japanese name	Diameter (μm)
植物名	和名	粒径	植物名	和名	粒径
Juncaceae イグサ科			<i>C. sieboldiana</i>	ツノハシバミ	24.7
<i>Luzula capitata</i>	スズメノヤリ	43.0	<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	24.0
		(tetrad)	<i>Carpinus tschonoskii</i>	イヌシデ	25.5
<i>L. multiflora</i>	ヤマスズメノヒエ	42.5	<i>C. laxiflora</i>	アカシデ	26.5
		(tetrad)	<i>C. cordata</i>	サワシバ	22.5
Casuarinaceae モクマオウ科			<i>C. japonica</i>	クマシデ	25.5
<i>Casuarina equisetifolia</i>	トクサバモクマオウ	28.0	<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	ヤマハンノキ	24.7
Salicaceae ヤナギ科			<i>A. serrulatoidea</i>	カワラハンノキ	22.0
<i>Populus sieboldii</i>	ヤマナラシ	34.0	<i>A. japonica</i>	ハンノキ	26.7
Myricaceae ヤマモモ科			<i>A. maximowiczii</i>	ミヤマハンノキ	22.2
<i>Myrica rubra</i>	ヤマモモ	22.2	<i>A. pendula</i>	ヒメヤシャブシ	21.0
<i>M. gale</i> var. <i>tomentosa</i>	ヤチヤナギ	26.2	<i>A. firma</i>	ヤシャブシ	25.2
Juglandaceae クルミ科			<i>A. sieboldiana</i>	オオバヤシャブシ	29.5
<i>Platycarya strobilacea</i>	ノグルミ	13.2	Fagaceae ブナ科		
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	36.5	<i>Quercus acuta</i>	アカガシ	26.2
<i>Juglans ailanthifolia</i>	オニグルミ	35.5	<i>Q. glauca</i>	アラカシ	22.2
Betulaceae カバノキ科			<i>Q. phylliraeoides</i>	ウバメガシ	24.2
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	シラカバ	26.2	<i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	ミズナラ	28.7
<i>B. davurica</i>	ヤエガワカンバ	26.2	<i>Q. serrata</i>	コナラ	25.7
<i>B. globispica</i>	ジゾウカンバ	32.0	<i>Q. dentata</i>	カシワ	37.0
<i>B. grossa</i>	ヨグソミネバリ	22.2	<i>Q. variabilis</i>	アベマキ	33.0
<i>Corylus heterophylla</i> var. <i>thunbergii</i>	ハシバミ	24.7	<i>Q. acitissima</i>	クヌギ	38.2

Ulmaceae ニレ科			<i>Salicornia europaea</i>	アツケシソウ	24.5
<i>Aphananthe aspera</i>	ムクノキ	28.7	<i>Suaeda asparagoides</i>	マツナ	22.0
<i>Zelkova serrata</i>	ケヤキ	37.0	Amaranthaceae ヒユ科		
<i>Ulmus parvifolia</i>	アキニレ	26.5	<i>Amaranthus patulus</i>	ホソアオゲイトウ	25.0
Moraceae クワ科			<i>Euxolus virdis</i>	アオビユ	21.0
<i>Humulus japonicus</i>	カナムグラ	26.0	Euphorbiaceae トウダイグサ科		
<i>H. lupulus</i> var. <i>cordifolius</i>	カラハナソウ	21.5	<i>Daphniphyllum macropodum</i>	ユズリハ	24.7
Polygonaceae タデ科			<i>Triadica japonica</i>	シラキ	41.7
<i>Rumex acetosella</i>	ヒメスイバ	22.7	Buxaceae ツゲ科		
<i>R. acetosa</i>	スイバ	23.5	<i>Buxus microphylla</i>	ツゲ	31.5
<i>R. montanus</i>	タカネスイバ	20.2	Compositae キク科		
<i>R. conglomeratus</i>	アレチギシギシ	23.5	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> var. <i>elatio</i>	ブタクサ	18.2
<i>R. obtusifolius</i>	エゾノギシギシ	28.7	<i>A. trifida</i>	オオブタクサ	19.0
<i>R. japonicus</i>	ギシギシ	38.7	<i>A. psilostachya</i>	ブタクサモドキ	21.5
<i>R. anderaeanus</i>	キブネダイオウ	32.7	<i>Xanthium strumarium</i>	オナモミ	24.7
Chenopodiaceae アカザ科			<i>Artemisia japonica</i>	オトコヨモギ	20.5
<i>Salsola komarovi</i>	オカヒジキ	24.0	<i>A. apiacea</i>	カワラニンジン	20.7
<i>Chenopodium ficifolium</i>	コアカザ	26.0	<i>A. pedunculosa</i>	ミヤマオトコヨモギ	23.0
<i>C. album</i>	シロザ	27.5	<i>A. sinanensis</i>	タカネヨモギ	24.0
<i>C. ambrosioides</i>	ケアリタソウ	21.0	<i>A. arctica</i>	サマニヨモギ	20.2
<i>C. ambrosioides</i> var. <i>anthermanticum</i>	アメリカアリタソウ	21.0	<i>A. monophylla</i>	ヒトツバヨモギ	21.5
<i>Atriplex subcordata</i>	ハマアカザ	23.5	<i>A. princeps</i>	ヨモギ	27.5

Long-filament type

Plant name	Japanese name	Diameter (μm)	Plant name	Japanese name	Diameter (μm)
植物名	和名	粒径	植物名	和名	粒径
Typhaceae ガマ科			<i>Koeleria cristata</i>	ミノボロ	23.0
<i>Typha latifolia</i>	ガマ	40.5 (tetrad)	<i>Achnatherum pekinensis</i>	ハネガヤ	28.5
<i>T. orientalis</i>	コガマ	24.5	<i>Phalaris arundinacea</i>	クサヨシ	35.5
<i>T. angustata</i>	ヒメガマ	24.5	<i>Anthoxanthum pdoratum</i>	ハルガヤ	50.0
Scheuchzeriaceae ホロムイソウ科			<i>Hierochloe alpina</i>	コウボウ	34.5
<i>Scheuchzeria palustris</i>	ホロムイソウ	45.5 (dyad)	<i>Agropyron ciliare</i>	アオカモジグサ	42.5
Gramineae イネ科			<i>Lolium multiflorum</i>	ネズミムギ	37.5
<i>Semiarundinaria fastuosa</i>	ナリヒラダケ	47.5	<i>L. temuleitum</i>	ドクムギ	36.5
<i>Arundinaria vaginata</i>	ハコネダケ	42.0	<i>Bromus remotiflorus</i>	キツネガヤ	35.0
<i>A. chino</i>	アズマネザサ	59.5	<i>B. japonicus</i>	スズメノチャヒキ	33.5
<i>Sasa veitchii</i>	クマザサ	38.5	<i>Dactylis glomerata</i>	カモガヤ	36.0
<i>S. kurilensis</i>	ネマガリタケ	40.5	<i>Festuca parvigluma</i>	トボシガラ	45.5
<i>S. nikoensis</i>	ニツコウザサ	45.0	<i>Poa pratensis</i>	ナガハグサ	36.0
<i>S. tokugawana</i>	トクガワザサ	43.0	<i>Zizania latifolia</i>	マコモ	34.0
<i>Pseudosasa japonica</i>	ヤダケ	44.0	<i>Lophatherum gracile</i>	ササクサ	34.5
<i>Alopecurus pratensis</i>	オオスズメノテッポウ	37.0	<i>Arund donax</i>	ダンチク	33.0
<i>A. aequalis</i>	スズメノテッポウ	27.0	<i>Eragrostis ferruginea</i>	カゼクサ	42.0
<i>Phleum alpinum</i>	ミヤマアワガエリ	33.5	<i>Eleusine indica</i>	オヒシバ	37.5
<i>Beckmannia syzigachne</i>	カズノコグサ	36.0	<i>Sporobolus elongatus</i>	ネズミノオ	32.0
<i>Avena fatua</i>	カラスムギ	58.0	<i>Zoysia japonica</i>	シバ	36.0
			<i>Arundinella hirta</i>	トダシバ	28.5
			<i>Panicum dichotomiflorum</i>	オオクサキビ	38.0

<i>Paspalum thunbergii</i>	スズメノヒエ	39.5	<i>C. gifuensis</i>	クロヒナスゲ	36.0
<i>Erichloa villosa</i>	ナルコヒエ	60.0	<i>C. oxandra</i>	ヒメスゲ	37.5
<i>Oplismenus unduratifolius</i>	チヂミザサ	32.5	<i>C. rouyana</i>	オオタマツリスゲ	40.5
<i>Eccoilops cotulifer</i>	アブラススキ	34.5	<i>C. siderosticta</i>	タガネソウ	34.0
<i>Imperata cylindrica</i>	チガヤ	39.5	<i>C. rhizopoda</i>	シラコスゲ	39.0
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	36.5	<i>C. dispalata</i>	カサスゲ	50.0
<i>Spodiopogon sibiricus</i>	オオアブラススキ	36.5	<i>C. japonica</i>	ヒゴクサ	49.5
<i>Saccharum arenicola</i>	ワセオバナ	36.5	<i>C. doniana</i>	シラスゲ	38.1
<i>Pogonatherum crinitum</i>	イタチガヤ	23.5	<i>Rhynchospora alba</i>	ミカヅキグサ	35.0
<i>Arthraxon hispidus</i>	コブナグサ	37.5	<i>Eleocharis kuroguwai</i>	クログワイ	51.0
<i>Sorghum halepense</i>	セイバンモロコシ	56.0	<i>Fimbristylis complanata</i>	ノテンツキ	34.5
<i>Andropogon microanthus</i>	ヒメアブラススキ	36.5	<i>Scirpus yagara</i>	ウキヤガラ	62.0
<i>Themeda japonica</i>	メガルカヤ	42.0	<i>S. tabernaemontani</i>	フトイ	46.5
<i>Ischaemum crassipes</i>	カモノハシ	43.5	<i>S. hondoensis</i>	ミヤマホタルイ	44.5
<i>I. anthephoroides</i>	ケカモノハシ	43.5	<i>S. preslii</i>	カンガレイ	50.5
<i>Coix lacryma-jobi</i>	ジュズダマ	69.0	<i>S. triqueter</i>	サンカクイ	49.0
Cyperaceae カヤツリグサ科			<i>Cyperus rotundus</i>	ハマスゲ	27.2
<i>Carex kobomugi</i>	コウボウムギ	57.0	Fagaceae ブナ科		
<i>C. reinii</i>	コカンスゲ	39.5	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	46.2
<i>C. doenitzii</i>	コタヌキラン	44.0	<i>F. japonica</i>	イヌブナ	32.5
<i>C. podogyna</i>	タヌキラン	36.0	Cynocrabaceae ヤマトグサ科		
<i>C. middendorffii</i>	ホムロイスゲ	43.5	<i>Cynocrambe japonica</i>	ヤマトグサ	31.2
<i>C. curvicolis</i>	ナルコスゲ	35.2	Trochodendraceae ヤマグルマ科		
<i>C. aphanolepsis</i>	サワスゲ	41.5	<i>Trochodendron aralioides</i>	ヤマグルマ	21.0
<i>C. nervata</i>	シバスゲ	33.0	Eupteleaceae フサザクラ科		
<i>C. alterniflora</i>	オオイトスゲ	43.0	<i>Euptelea polyandra</i>	フサザクラ	37.7
<i>C. praestabilis</i>	ツルミカワスゲ	40.5	Cercidiphyllaceae カツラ科		
<i>C. colvorum</i>	ヤマオオイトスゲ	36.5	<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	カツラ	25.7
<i>C. fernaldiana</i>	イトスゲ	36.5	Haloragaceae アリノトウグサ科		
<i>C. duvaliana</i>	ケスゲ	40.0	<i>Haloragis micrantha</i>	アリノトウグサ	37.5
<i>C. multifolia</i>	ミヤマカンスゲ	42.0	<i>Myriophyllum spicatum</i>	ホザキノフサモ	25.5
<i>C. oshimanensis</i>	オオシマカンスゲ	42.5	Plantaginaceae オオバコ科		
<i>C. conica</i>	ヒメカンスゲ	42.5	<i>Plantago japonica</i>	トウオオバコ	22.5
<i>C. morruwii</i>	カンスゲ	54.5	<i>P. asiatica</i>	オオバコ	22.7
<i>C. lasiolepsis</i>	アズマスゲ	39.5	<i>P. hakusanensis</i>	ハクサンオオバコ	28.0
<i>C. boottiana</i>	ヒゲスゲ	44.0	<i>P. lanceolata</i>	ヘラオオバコ	26.0
<i>C. grallatoria</i>	ヒナスゲ	40.7			

徴群 (Faegri and Pijl 1966, クーゲレル 1966) のうち3項目以上の特徴を備えた花を風媒花と判定した; 1) 花粉の粘着性が低い, 2) 雌雄異花の場合, 雄花と雌花あるいは雄花序と雌花序の形態や色彩が著しく異なる, 3) 下垂する雄性の尾状花序をつける, 4) 雄蕊をもつ花が下垂し風に揺られて花粉粒を飛散させる, 5) 長い花糸の先に葯をつけてわずかな風にも揺られて花粉を飛散させる, 6) 機械的刺激なしに雄蕊が花粉を空中に弾き飛ばす, 7) 柱頭が苞や花被から露出している, 8) 柱頭が羽毛状またはブラシ状となっている。

資料とした種は Delpino (Knuth 1906 による) の花粉散布様式にしたがい弾発型, 長花糸型, 下垂型, 尾状型それに不動型に分けて解析した。弾発型とは, 開花当初は花の中心に向けて曲げられていた花糸が瞬時に反曲しその遠心力で花粉を空中に放出する型式をいう。長花糸型は細長い花糸の先に葯をつけ, 葯が風に揺られて花粉粒を散布する型式である。解析は全ての散布型で行ったが, 下垂型, 尾状型それに不動型の花粉長径間には有意差は認められず ($p > 0.05$), この3型を1グループと考え強風型 (strong-wind type) と名付け

て扱った。

結 果

花粉長径のデータは197種3変種について得られた。最小はカテンソウの11.0 μm 、最

大はジュズダマの69.0 μm 、平均は 31.5 ± 11.3 μm であり、ヒストグラムにはピークが3つ現れた (Fig. 1a)。

散布様式別にみると、弾発型はカテンソウの11.0 μm からエノキの25.7 μm の間にあり

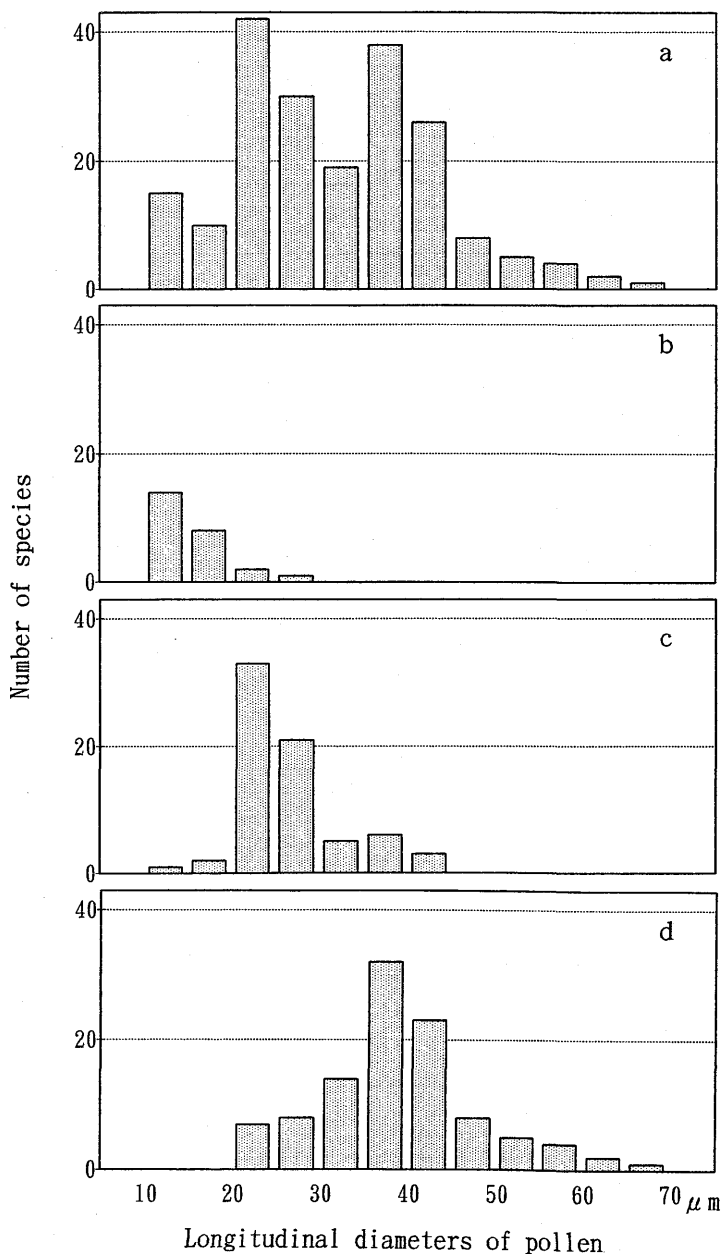


Fig. 1. Frequency of longitudinal diameter of anemophilous pollen. a: Total anemophilous species. b: Explosive type. c: Strong-wind type. d: Long-filament type.

平均は $15.3 \pm 3.4 \mu\text{m}$, 強風型はノグルミの $13.2 \mu\text{m}$ からスズメノヤリの $3.0 \mu\text{m}$ の間にあり平均は $26.4 \pm 6.0 \mu\text{m}$, また長花糸型はヤマグルマの $21.0 \mu\text{m}$ からジュズダマの $69.0 \mu\text{m}$ の間にあり, 平均は $39.0 \pm 9.0 \mu\text{m}$ であった (Table 2). この3型の花粉の長径のヒストグラムを描くと, ピークは受粉型ごとに全風媒花のヒストグラムの3つのピークの一つずつに対応していた (Fig. 1b~d). これら3散布型のデータをもとに分散分析 (キャンベル 1973) をこころみた結果, 同一母集団に属するという帰無仮説は否定された ($p < 0.001$).

なお, 虫媒受粉をする野生種の花粉の長径はタチカメバソウの $3.7 \mu\text{m}$ やハマベンケイソウの $6.5 \mu\text{m}$ が最小で, 最大はノアサガオ $125 \mu\text{m}$ やアレチマツヨイグサの $122.5 \mu\text{m}$ である. さらに移動単位としてラン科の花粉塊も含めれば, アツモリソウの約 $3500 \mu\text{m}$ が最大となっている.

考 察

クーゲレル (1967) が著書の中で引用しているボールのデータや市倉・岩波 (1981) の実験結果は, 花粉の大きさと沈降速度とは正

の相関があり, 花粉は小さいほど長時間浮遊することを示唆している. 一方, 大気中に浮遊する花粉の柱頭への衝突すなわち受粉は, Crean (1986 (永益 1992 による)) によれば, 柱頭を迂回していく大気 of 急激な流路の変化のさい, 花粉が慣性によって気流から分離して起るので, 重いほど気流から飛び出しやすく受粉に有利だという. こうしたことから Whitehead (1969) は“大多数の風媒性被子植物の花粉粒径は $20 \mu\text{m}$ から $40 \mu\text{m}$ の間にある. ……花粉が小さければ散布は容易であるが, 柱頭に補足されにくく, 大きければ早く沈降してしまうので, この大きさに落ち着くのだろう”と述べ, Proctor and Yeo (1973) は“ $10 \mu\text{m}$ から $25 \mu\text{m}$ の間にある”と同じ趣旨の理由を述べている. ここで資料とした幾瀬のデータは, 全て生の花から採取した花粉を幾瀬方式で処理しグリセリンジェリーで封じた膨潤形での測定値であり (幾瀬 1956), ただちに他の著者らの数値と比較できないが, 風媒花の花粉長径は虫媒花のそれに比し狭い範囲におさまっていた.

花粉散布様式と花粉粒径との関係は, 母植物の生活様式と風環境とを考慮に入れると,

Table 2. Frequency of longitudinal diameter of anemophilous angiosperm pollen

Diameter 粒径 (μm)	Explosive type 弾発型	Strong-wind Type 強風型	Long-filament type 長花糸型	Total 合計
10–14.9	14	1		15
15–19.9	8	2		10
20–24.9	2	33	7	42
25–29.9	1	21	8	30
30–34.9		5	14	19
35–39.9		6	32	38
40–44.9		3	23	26
45–49.9			8	8
50–54.9			5	5
55–59.9			4	4
60–64.9			2	2
65–69.9			1	1
Total sp.	25	71	104	200
Minimum (μm)	11.0	13.2	21.0	11.0
Maximum (μm)	25.7	43.0	69.0	69.0
Mean (μm)	15.3 ± 3.4	26.4 ± 6.0	39.0 ± 9.0	31.5 ± 11.3

以下のように考察できる。

弾発型：弾発型の花をつける植物は、カテンソウ、アカソ、エノキグサなどのように、林のギャップや畑地など他の背の高い植物に囲まれた風の弱い環境で開花する種が多い。そのため花粉は吹き払われたり、遠方に飛散したりする機会が少ないと考えられる。そのような状況で風媒受粉をする適応的な機構として、雄蕊の弾発機能と花粉が小さいという形質が結び付いているのだと考察される。

強風型：強風型の花をつける植物にはブナ科やカバノキ科などの樹木や、荒地などには繁茂するギンギンやヨモギなどの草本が含まれている。樹木という生活形態では花をつける枝先を強い風が吹きぬけ、荒地という環境も比較的風通しが良い。したがって、柱頭への衝突に有利な大きめの花粉を放出しても長距離の移動が可能であり、弾発型より大きいところにピークをもつのだと考えられる。

長花糸型：長花糸型の花をつける植物はイネ科やカヤツリグサ科に属するものが多く、一般に純群落的な草原をつくる。こうした生活様式をもつため、花粉は強い風が利用でき、しかも短い距離移動するだけで他の個体の柱頭に到達できる。そのため強風型より大きい花粉を散布しても風媒受粉できるのだと考えられる。

以上のように、風媒受粉をする植物を花粉散布様式により弾発型、強風型、長花糸型の3型に分けて分析すると、散布型ごとに生育地の風環境や生活様式の共通性を反映して花

花粉径が収斂していることが明らかになった。

なお、本稿を書くにあたり東洋工学専門学校講師の金井弘夫博士には多くのご教示を賜った。ここに厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Faegri K. and van der Pijl L. 1966. *The Principles of Pollination Ecology*. 248pp. Pergamon Press, London.
- 幾瀬マサ. 1956. 日本植物の花粉. 303 pp. 広川書店, 東京.
- 市倉賢樹, 岩波洋造. 1981. 花粉の落下速度の研究. 日本花粉学会会誌 27: 5-13.
- Knuth P. 1906. *Handbook of Flower Pollination I*. 382 pp. Clarendon Press, London.
- キャンベル R. C. (石井 進訳). 1973. 生物系のための統計学入門. 266 pp. 培風館, 東京.
- クーグレル (中野治房訳). 1966. クーグレル・花生態学. 260 pp. 広川書店, 東京.
- 永益英敏. 1992. 花粉の形態とその進化. 井上 健・湯本貴和(編), 昆虫を誘い寄せる戦略. pp. 207-233. 平凡社, 東京.
- Proctor M. and Yeo P. 1973. *The Pollination of flowers*. 418 pp. Collins, London.
- 田中 肇. 1975. 風媒性被子植物の花粉粒径(1). 花粉 7: 3-4.
- . 1995. 風媒性被子植物の生活様式と花粉粒径との関係. 花粉学会第36回大会講演要旨. p. 10.
- Whitehead D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperm. *Evolution* 23: 28-35.